华北棉区棉田中棉铃虫的取食行为及为害特征的研究*

翟连荣　丁岩钦　李典谟

(中国科学院动物研究所,北京 100080)

摘要　在大量田间实验的基础上,本文揭示华北棉区棉铃虫 *Heliothis armigera* (Hübner) 在棉田中的取食行为及其咬食棉花不同发育阶段的繁殖器官的组成和数量。根据棉铃虫的取食行为与其寄主植物棉花生长发育的关系,分别列出第二、三、四代幼虫期内棉花全株上各发育阶段的繁殖器官的组成、各龄幼虫所在果枝上繁殖器官的组成、各龄幼虫咬食不同发育阶段繁殖器官的组成和数量以及其中脱落的数量。分析了不同世代幼虫取食行为的差异,及其对棉花生长发育和产量形成过程的影响。建立了用于棉田害虫管理系统的棉铃虫取食模型。

关键词　棉铃虫　取食行为　取食模型

在确定害虫对作物的经济为害水平过程中,不但需要掌握害虫种群数量及种群结构的变化,还应对害虫的取食行为,特别是对害虫取食植株上不同营养器官和繁殖器官的特征有定量的了解。棉铃虫 *Heliothis armigera* (Hübner) 是我国棉田主要害虫之一,在棉田中以取食棉花繁殖器官(蕾、花、铃)为主,此外还取食棉株的茎叶等器官。Wilson 等(1980)研究过美洲棉铃虫 *Heliothis zea* 幼虫取食棉花不同发育阶段的繁殖器官所占比例,但忽视了棉铃虫取食行为与寄主植物生长发育状态的关系,没能反映棉花生长发育各阶段中取食行为的差异,及其对棉花产量形成过程的影响。在我国华北棉区,棉铃虫在棉田中通常每年发生三代(第二、三、四代)。由于不同世代幼虫期对应着棉花生长发育的不同阶段,因而直接影响着幼虫取食棉花繁殖器官的数量与组成,对棉花产量的形成产生不同影响。第二代棉铃虫取食棉花繁殖器官,对后期的产量形成有一定的超补偿作用;而另一方面,第二代幼虫期正值棉花营养生长最快的时期,这期间幼虫对棉株生长点的破坏,导致棉花株型变坏,发育进程延迟,使棉花减产。第三代幼虫的取食,其通常结果是造成棉花产量的明显下降,而此时期可以不考虑生长点被破坏的问题。第四代幼虫取食,在华北棉区通常对产量影响不大。为了定量反映在棉花不同生长阶段中棉铃虫取食行为的差异,我们将其与棉花生长发育进程联系起来考虑。本文报道了这方面的研究结果。

研　究　方　法

田间实验工作是 1987, 1988 年在河北饶阳县进行的。 1987 年对第二、三代幼虫在

本文于 1989 年 12 月收到。

* 本项工作是在马世骏研究员指导下完成的。本文初稿完成后钦俊德研究员提出了宝贵的修改意见,谨致谢意。

棉株上的取食行为分别做了大田罩笼与大田实地观察，发现两套方案的结果差异不大。于是当年第四代幼虫取食只做了大田实地观察。1988 年对第二、三、四代均只做大田实地观察。

棉铃虫幼虫可取食的棉花繁殖器官按自然形态和有效积温(日度)（发育起点温度按 12℃计)分为 7 个发育阶段(表 1)。幼虫按自然虫龄分为 6 个发育阶段。在大田中选择长势均匀有代表性的田块，从现蕾之日起，每日对所选棉株定时记录各株生长发育状况，包括棉株上各果枝和果节的出现日期，各繁殖器官的发育状态(即区别其分属的 7 个发育阶段)。在大田黑光灯下见蛾初期，对需要观察的棉株加上笼罩。笼罩规格为 $1\times1\times1$ m^3。笼中接入初孵 1 龄幼虫，分别在卵高峰和高峰稍后期分三批进行。第二代每批分四

表 1 不同发育阶段棉花繁殖器官的分类

发育阶段	蕾			花	铃		
生理学时间(日度)	0—120	120—240	240—370	370—400	400—550	550—750	750—1050
平均尺寸(cm)	<0.5	0.5—1.5	>1.5	花	<2.0	2.0—3.0	>3.0
名 称	小蕾	中蕾	大蕾	花	小铃	中铃	大铃

个梯度 0,1,2, 3 头/株；第三代每批分五个梯度 0,1/2(两株接 1 头),1,2, 3 头/株。接虫部位按初孵幼虫在大田中自然分布情况进行。另外，大田实地调查的方法是，分别在第二、三、四代幼虫发生期内，在不同时间及不同类型的田块中，找寻有虫棉株分株挂牌，每日定时观察记录。大田实地调查与罩笼观察的记录方法相似，每日记录各株上幼虫虫龄，所在棉株上各繁殖器官的发育阶段及其分别在棉株上的位置，同时记录被咬食的繁殖器官的生长状况和所在位置，以及幼虫死亡和向其它棉株转移情况等。

结 果 与 讨 论

一、第二代幼虫的取食行为及咬食不同发育阶段棉花繁殖器官的比例

在华北棉区，第一代棉铃虫的主要寄主植物是小麦和一些蔬菜作物。第二代幼虫期，小麦已经收割，棉铃虫的主要寄主植物转向棉花。第二代棉铃虫发生期相对比较集中，卵期大约持续 15 天左右，卵峰期在 6 月下旬，年度间变化不大，幼虫盛期发生在 6 月下旬到 7 月上旬，大约持续 20 天左右。这期间棉株的株高和形态变化甚快，因此对幼虫的取食反应比较敏感。图 1 为第二代不同虫龄的幼虫所在棉株上各发育阶段的繁殖器官的组成比例(由于篇幅所限，这里仅列出 3 个虫龄)。可以看到 1、2 龄幼虫期，棉株上繁殖器官最大为大蕾阶段，而且大蕾所占比例不足 6%。整个第二代幼虫期，棉株上繁殖器官的最高发育阶段为小铃。花和小铃所占比例不足 3%。第二代各龄幼虫在棉株上的分布选择性 (preference)，可以用各龄幼虫所在果枝上不同发育阶段繁殖器官的构成情况来描述(图 2)。为了说明问题方便，类似 Wilson 等(1980)的记法，我们用 $A_{ij}^{(2)}$($i=1,\cdots,7$; $j=1,\cdots,6$)表示第二代幼虫期，j 龄幼虫所在棉株上第 i 发育阶段的繁殖器官占总繁殖器官的比例；$F_{ij}^{(2)}$ 表示第二代幼虫期，j 龄幼虫所在果枝上第 i 发育阶段的繁殖器官占这

些果枝上总繁殖器官的比例。可以看到第二代各龄幼虫并不是随机地在棉株上分布，而是具有明显的选择性。$A_{11}^{(2)}$ 为 0.667，而 $F_{11}^{(2)}$ 则达到 0.813，就是说第二代 1 龄幼虫喜爱分布的空间内小蕾占 81% 以上，而此时棉株上小蕾所占比例不足 67%。随着虫龄增加，分布选择性逐步向具有较大繁殖器官的部位转移。到 6 龄虫，棉株上中蕾与大蕾之和占总数的 47%，而实际 6 龄幼虫分布的空间中，这个比例接近 57%。此外，$F_{56}^{(2)} > 2A_{56}^{(2)}$，即此时 6 龄幼虫所在果枝上小铃的比例为棉株实际小铃比例的两倍以上。从 $A_{ij}^{(2)}$ 与 $F_{ij}^{(2)}$ 的比较可以清楚地看到第二代幼虫期随虫龄的改变分布选择性的过渡过程。

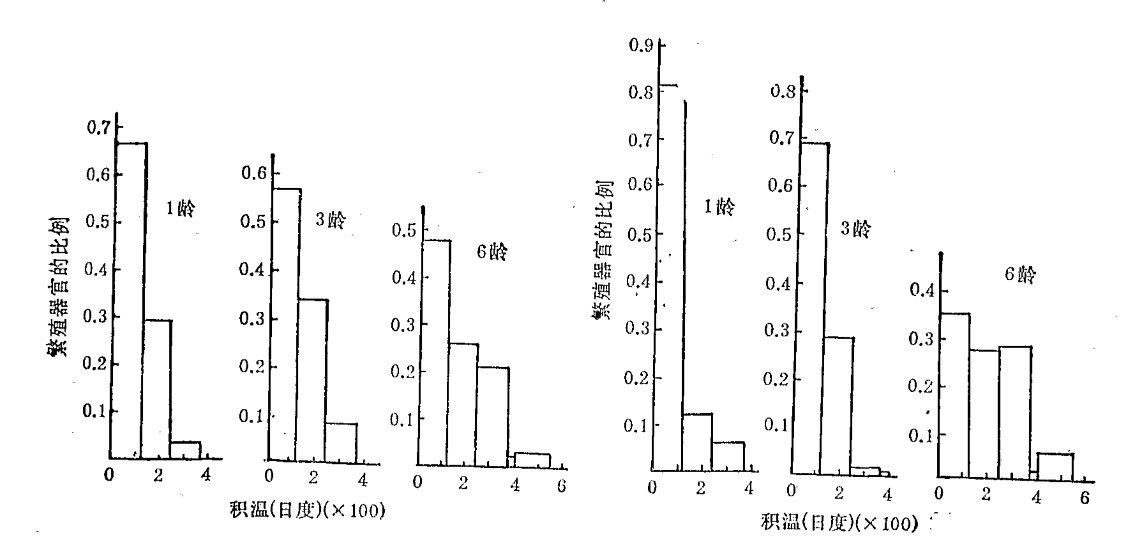


图 1　第二代棉铃虫各幼虫期，棉株上不同发育阶段繁殖器官的结构（$A_{ij}^{(2)}$）

图 2　第二代棉铃虫各幼虫所在果枝上，不同发育阶段繁殖器官的结构（$F_{ij}^{(2)}$）

第二代幼虫实际咬食的棉花繁殖器官的比例及数量通常更为人们关注。这里用 $P_{ij}^{(2)}$ 表示第二代幼虫期，第 j 龄幼虫咬食的第 i 发育阶段的繁殖器官占 j 龄幼虫咬食繁殖器官总数的比例。在具体观察中还需区分出被咬食的繁殖器官脱落的数量。一般地讲，大龄幼虫咬食较小的繁殖器官脱落率较高。此外，咬食脱落率在一定意义上也反映着幼虫对不同发育阶段的繁殖器官的嗜食性。幼虫在嗜食的繁殖器官上取食往往逗留时间较长，因而平均损伤程度增大，导致脱落率上升。从图 3 看到，随着虫龄增加，咬食繁殖器官的构成中小蕾所占比例逐渐减少，中蕾、大蕾及小铃的比例逐渐增加，而且咬食后繁殖器官的总脱落率也随虫龄增加而迅速增大。到 6 龄虫，其咬食的各阶段繁殖器官的脱落率几乎均达到或接近 100%。表 2 列出第二代各龄幼虫每均每头咬食各发育阶段繁殖器官的数量。由此，接合田间幼虫种群的数量和结构就可以求得不同发育阶段繁殖器官的损失数量。第二代幼虫完成 6 个虫龄的发育，平均每头幼虫咬食繁殖器官的总数为 16.76 个，其中脱落 13.43 个，占 80.1%。

第二代幼虫期正值棉花营养生长最快的阶段，此时期幼虫咬食主茎生长点将导致棉花减产。田间观察表明，1、2 龄幼虫，特别是 1 龄幼虫对生长点的潜在为害性最大，这与产卵分布有密切关系。如果卵粒产在顶心附近，孵化后的 1 龄幼虫在主茎生长点周围取

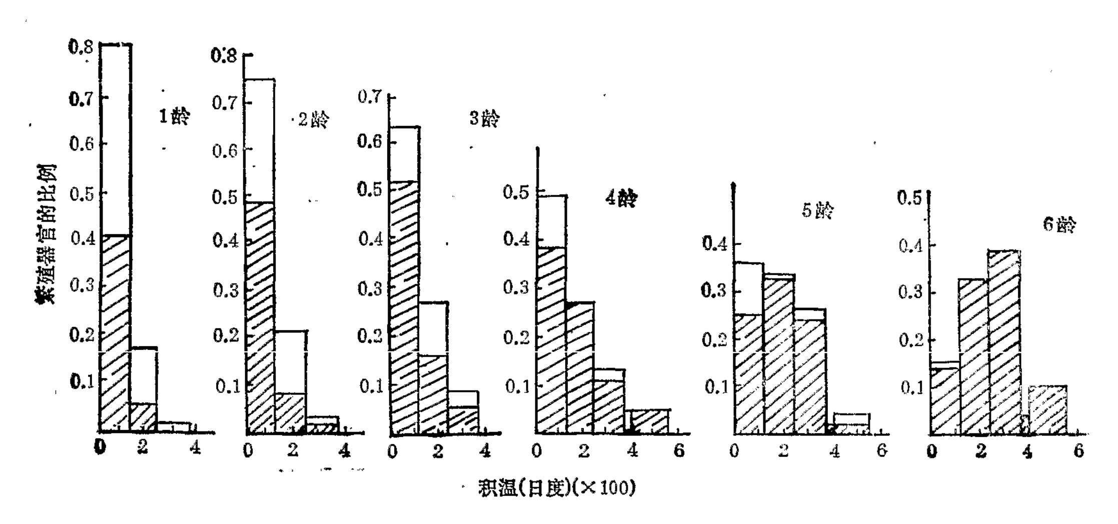


图3 第二代棉铃虫各幼虫咬食棉花不同发育阶段繁殖器官的结构($P_{ij}^{(3)}$) 阴影部分为咬食后的脱落率。

表2 第二代棉铃虫各龄幼虫平均每头咬食不同发育阶段棉花繁殖器官的数量及脱落量

（括号内为咬食后的脱落量）

繁殖器官的发育阶段		小蕾	中蕾	大蕾	花	小铃	中铃	大铃	Σ
幼虫的虫龄	1	1.1183 (0.559)	0.2365 (0.075)	0.0215 (0)	—	—	—	—	1.3763 (0.634)
	2	1.4167 (0.91667)	0.4074 (0.1574)	0.0648 (0.034)	—	—	—	—	1.8889 (1.1081)
	3	1.5915 (1.2957)	0.6760 (0.3943)	0.2253 (0.1268)	0.0140 (0)	—	—	—	2.5068 (1.8168)
	4	1.3800 (1.069)	0.7590 (0.759)	0.3790 (0.310)	0.1379 (0.0344)	0.1380 (0.1380)	—	—	2.7939 (2.3104)
	5	1.1150 (0.769)	1.0380 (1.000)	0.8080 (0.731)	0.0380 (0.0143)	0.1150 (0.038)	—	—	3.114 (2.5523)
	6	0.7690 (0.692)	1.654 (1.654)	1.961 (1.961)	0.1923 (0.1923)	0.5 (0.5)	—	—	5.0763 (4.9993)
Σ		7.3905 (5.30137)	4.7709 (4.0397)	3.4596 (3.1628)	0.3822 (0.241)	0.753 (0.676)	—	—	16.7562 (13.4255)

食的可能性较大。在顶心附近棉花形态结构十分复杂，不足1厘米的小范围内有不少将要长出的蕾和小叶，主茎生长点处于稍内层的部位。尽管小龄幼虫取食量很小，在顶心取食的小龄幼虫造成顶尖破坏的仅占1/4左右，然而小龄幼虫在田间通常数量较高，而且随卵量增加破坏率也上升，需特别引起注意。由于棉铃虫幼虫破坏生长点受诸多因素影响，破坏程度不等，对棉花生长及产量影响的效果差异较大，对此不宜只用咬食量描述，我们引入了生长点被害指数，将它与幼虫咬食繁殖器官的结构及数量结合起来，以描述第二代幼虫对棉花生长及产量的影响。生长点被害指数强调的不是咬食数量，而是对棉株生长的综合影响，分不同虫龄给出。对此还将在以后的有关文章中进一步论及。

二、第三代幼虫的取食行为及咬食不同发育阶段棉花繁殖器官的比例

华北棉区第三代棉铃虫幼虫的发生期大约从 7 月下旬后开始，8 月上旬达到高峰，发生期比第二代分散，高峰期持续时间也比较长。在此期间，棉花的株高和株型已基本固定，可以不考虑生长点被害的问题。棉花此时处于生殖生长旺盛阶段，棉株上繁殖器官的结构和数量都远比第二代幼虫期丰富。第三代各龄幼虫取食期间，棉株上各发育阶段的繁殖器官同时并存(图 4)；而第二代幼虫期棉株上繁殖器官的最大发育阶段为小铃，而且小铃所占比例极小。此外，与第二代相比，第三代幼虫期内棉株上各发育阶段的繁殖器官

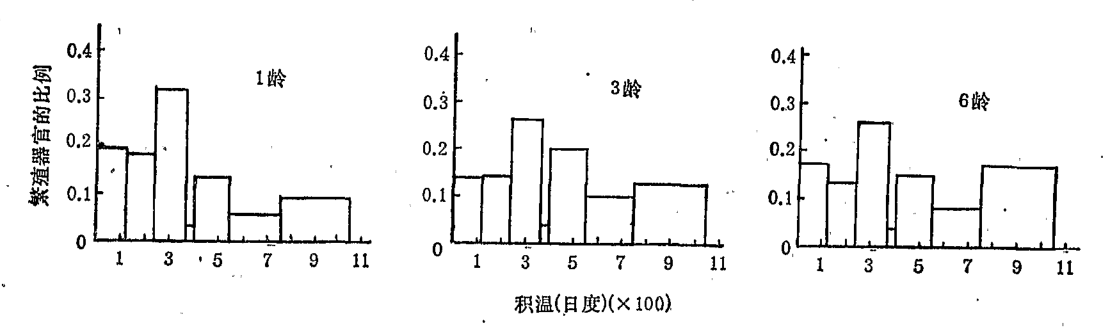


图 4　第三代棉铃虫各幼虫期，棉株上不同发育阶段繁殖器官的结构($A_{ij}^{(3)}$)

的构成比例变化不大。第三代各龄幼虫可以容易地选择到其嗜食的繁殖器官，而且数量充足。因此，这个时期为揭示各龄幼虫的取食选择性提供了很好的条件。图 5 表明各龄在棉株上的分布选择状况。比较图 4 与图 5 可以看出各龄幼虫在棉株内的找寻分布仍然有明显的选择性。再对照图 6 可以进一步看到找寻分布完全是按实际取食的需要进行的，各龄幼虫实际咬食的繁殖器官的结构进一步实现其分布选择。也可以看出随着虫龄增加，

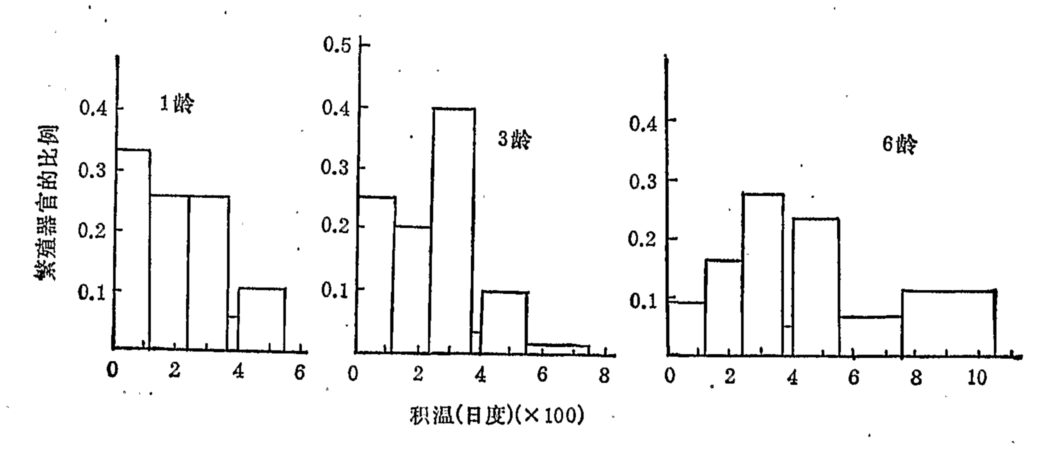


图 5　第三代棉铃虫各幼虫所在果枝上，不同发育阶段繁殖器官的结构($F_{ij}^{(3)}$)

幼虫咬食不同发育阶段的繁殖器官的结构变化过程。 各龄幼虫实际咬食的繁殖器官中，蕾期占绝大多数，只是小龄幼虫以取食小蕾为主，而大龄幼虫主要取食较大的蕾。第三代各龄幼虫平均咬食繁殖器官的数量均低于第二代(表 3)，总数明显比第二代少，为 10.62 个，平均总脱落数为 7.085 个，脱落率为 66.7%，比第二代低。另外，在第二代期随虫龄增

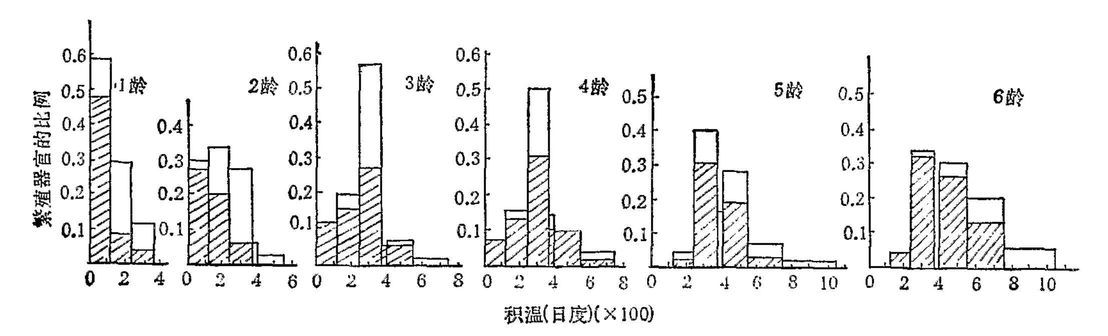


图 6　第三代棉铃虫各幼虫咬食棉花不同发育阶段繁殖器官的结构($P_{ij}^{(3)}$)
阴影部分为咬食后的脱落率

加，幼虫咬食繁殖器官的数量明显增加，1 龄为 1.38个，6 龄达 5.08 个；而第三代差异较小，1 龄为 1.33 个，6 龄为 2.46 个。分析其原因，主要是由于第二代幼虫期棉株上繁殖器官普遍较小，大龄幼虫不易找到嗜食的较大繁殖器官，只能通过多消费来满足对营养物质的需求。然而，从咬食繁殖器官的干物质量来看，第三代要高于第二代。在第三代 1 头幼虫完成整个幼虫期发育平均咬食的繁殖器官总数中，大蕾占40%，居首位。特别是 3 龄以后，幼虫对大蕾的咬食数量远高于其它阶段。

表 3　第三代棉铃虫各龄幼虫平均每头咬食不同发育阶段棉花繁殖器官的数量及脱落量
（括号内为咬食后的脱落量）

繁殖器官的发育阶段		小蕾	中蕾	大蕾	花	小铃	中铃	大铃	Σ
幼虫的虫龄	1	0.7826 (0.63043)	0.3913 (0.10864)	0.15217 (0.04347)	—	—	—	—	1.3261 (0.7826)
	2	0.4347 (0.39655)	0.4869 (0.29565)	0.4000 (0.08695)	0.0869 (0)	0.0347 (0)	—	—	1.4432 (0.7792)
	3	0.1698 (0.1698)	0.2830 (0.2264)	0.8302 (0.3963)	0.0755 (0.0185)	0.09434 (0.07547)	0.0188 (0)	—	1.47164 (0.8865)
	4	0.13043 (0.13043)	0.2826 (0.2391)	0.9130 (0.5652)	0.26086 (0.1887)	0.1739 (0.1739)	0.6521 (0.02173)	—	1.8260 (1.3191)
	5	—	0.100 (0.50)	0.850 (0.650)	0.3500 (0.1500)	0.6000 (0.4000)	0.1500 (0.0700)	0.0444 (0)	2.0944 (1.3200)
	6	—	0.10714 (0.7014)	0.82143 (0.78571)	0.14286 (0.14286)	0.7500 (0.64286)	0.5000 (0.32143)	0.14286 (0)	2.46429 (2.0000)
Σ		1.51753 (1.32721)	1.65094 (1.02698)	3.9668 (2.52763)	0.91612 (0.50006)	1.65294 (1.29223)	0.73401 (0.41316)	0.18726 (0)	10.6256 (7.0874)

三、第四代幼虫的取食行为及咬食不同发育阶段棉花繁殖器官的比例

第四代幼虫在华北棉区的发生期通常从 8 月底开始，到 9 月中下旬结束。这时期棉田生态环境已很不利于幼虫生长。进入 9 月份后，黄河流域地区气温开始出现较大幅度下降，幼虫死亡率极高。卵和幼虫期的累积死亡率平均比第二、三代期高 20 倍。从食物供给量看，棉株上大部分繁殖器官已变得很老。特别是小龄幼虫即使勉强可取食的繁殖器官也不易找到。第四代期棉株上各发育阶段繁殖器官的结构与第二代期正好相反（图

7)(这里不包括大于1050日度的繁殖器官，因为它已不属于幼虫可食范围)，大铃和中铃占80—90%。从幼虫的分布看，各龄幼虫，特别是小铃幼虫主要分布在具有较小繁殖器官的果枝上，并且常常可以在一些新发出的嫩枝叶杈上找到小龄幼虫(图8)。从各龄幼

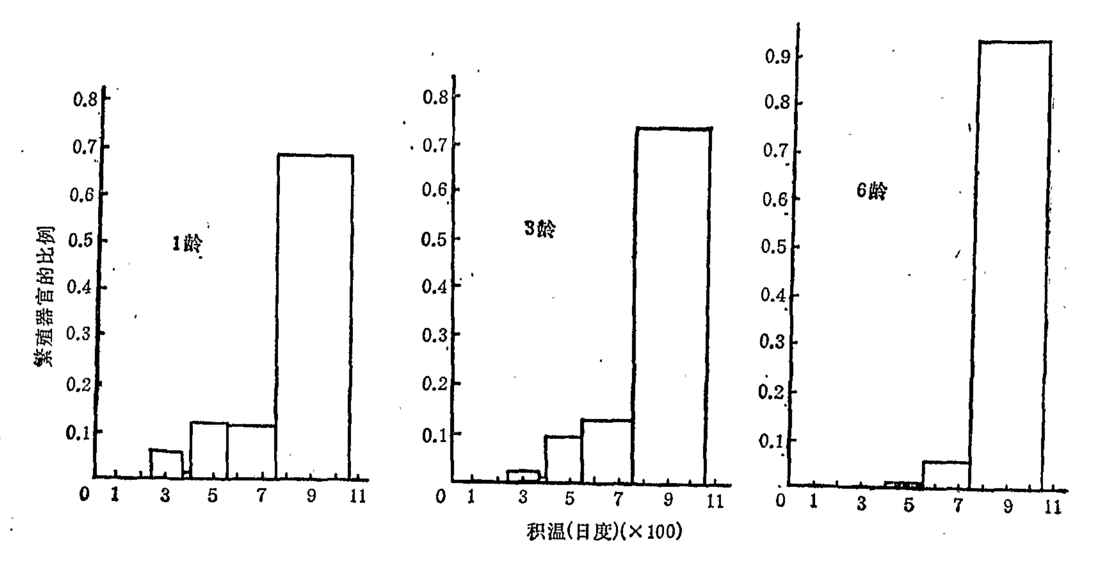


图7　第四代棉铃虫各幼虫期，棉株上不同发育阶段繁殖器官的结构(A)

表4　第四代棉铃虫各龄幼虫平均每头咬食不同发育阶段棉花繁殖器官的数量及脱落量
(括号内为咬食后的脱落量)

繁殖器官的发育阶段		小蕾	中蕾	大蕾	花	小铃	中铃	大铃	Σ
幼虫的虫龄	1	—	—	0.5 (0.0417)	0.0833 (0)	0.8333 (0.0833)	—	—	1.4166 (0.1250)
	2	—	—	0.375 (0)	0.04167 (0)	1.0833 (0.2084)	0.08333 (0)	0.04167 (0)	1.6250 (0.2084)
	3	—	—	0.26087 (0)	0.04348 (0.04348)	1.070 (0.5564)	0.130435 (0)	0.1304 (0)	1.6522 (0.5999)
	4	—	—	0.25 (0.0833)	0.0417 (0.0417)	0.5 (0.2308)	0.25 (0)	0.4583 (0)	1.500 (0.3558)
	5	—	—	0.08696 (0.08696)	—	0.13043 (0.13043)	0.4348 (0.0435)	0.6522 (0)	1.3045 (0.2609)
	6	—	—	—	—	0.0625 (0)	0.1875 (0.0625)	1.0625 (0)	1.3125 (0.0625)
Σ		—	—	1.47283 (0.21196)	0.21015 (0.08518)	3.67953 (1.20998)	1.08607 (0.106)	2.34507 (0)	8.8108 (1.6130)

虫咬食不同发育阶段的繁殖器官的构成看，幼虫取食选择性仍然倾向于蕾期的繁殖器官。只是后期棉株上蕾占的比例愈来愈小，很难满足需求，只能转向取食其它较老的繁殖器官(图9)。第四代各龄幼虫平均咬食繁殖器官数比第三代进一步减少(表4)，完成6个虫龄的发育平均咬食8.81，其中仅脱落1.61个。脱落率较低的原因是中铃、大铃被害后，即使损伤一两个分室也不脱落。但是这些被害铃吐絮的效果通常都不好，如遇较多雨水，湿度

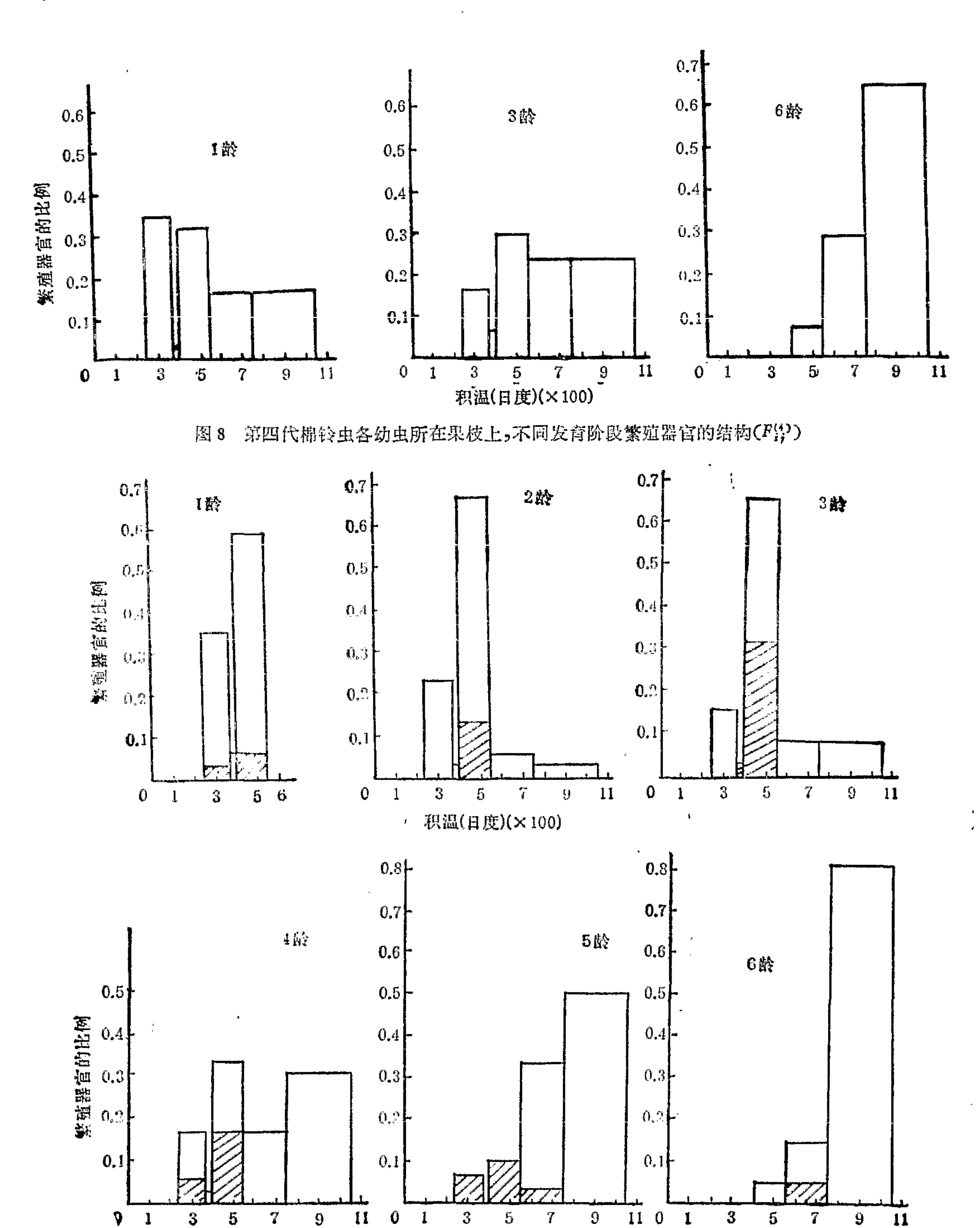


图 8　第四代棉铃虫各幼虫所在果枝上，不同发育阶段繁殖器官的结构($F_{ij}^{(4)}$)

图 9　第四代棉铃虫各幼虫咬食棉花不同发育阶段繁殖器官的结构($P_{ij}^{(4)}$)
阴影部分为咬食后的脱落率

较大时，将导致整个铃霉烂。因此，第四代幼虫的取食也会对棉花产量造成一定的不利影响，但远不如第三代大。

四、取食模型

根据幼虫在不同世代中咬食不同发育阶段繁殖器官的数量和结构，可以用如下矩阵形式给出随幼虫种群数量和结构的变化，田间实际消耗的不同发育阶段繁殖器官的数量动态。

$$\begin{bmatrix} EAT(t+1,1) \\ EAT(t+1,2) \\ \vdots \\ EAT(t+1,7) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} PA_{11}^{(I)}(t) & PA_{12}^{(I)}(t) & \cdots & PA_{16}^{(I)}(t) \\ PA_{21}^{(I)}(t) & PA_{22}^{(I)}(t) & \cdots & PA_{26}^{(I)}(t) \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ PA_{71}^{(I)}(t) & PA_{72}^{(I)}(t) & \cdots & PA_{76}^{(I)}(t) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} LAR(t,1) \\ LAR(t,2) \\ \vdots \\ LAR(t,6) \end{bmatrix}$$

其中 $(LAR(t,1), LAR(t,2), \cdots, LAR(t,6))^T$表示 t 时间田间调查到的各龄幼虫的数量，其发展过程通过棉铃虫种群动态模型给出（翟连荣等，1990）；$(EAT(t+1,1), EAT(t+1,2), \cdots, EAT(t+1,6))^T$ 为其后消耗掉的各发育阶段繁殖器官的数量；$(PA_{ij}^{(I)})(i=1,\cdots,7; j=1,\cdots,6; I=2,3,4)$ 为不同世代各龄幼虫咬食不同发育阶段的繁殖器官的数量结构矩阵。在第二代为害期，另外还需考虑顶尖被害，在系统模型中，我们用下式表达：

$$TOPDAM(T+1) = \sum_{i=1}^{6} a_j LAR(t,j)$$

其中 a_j 为第 j 龄幼虫平均生长点破坏指数；$TOPDAM(t+1)$ 反映出 $t+1$ 时平均生长点被害强度。

此取食模型可以做为联接棉铃虫种群动态模型及棉花生长发育模型的接口子模型，组成棉花生长发育与棉铃虫作用相关联的系统（翟连荣等，1990）。

参 考 文 献

李正理 1979 棉花形态学。科学出版社。

翟连荣、李典谟 1990 时变延迟过程与棉铃虫种群动态的建模。《棉花病虫害综合防治及研究进展》陈其煐等编第305—308页。中国农业科技出版社。

翟连荣、李典谟、丁岩钦 1991 棉铃虫与棉花生长生育耦合系统的建立。应用生态学报 2(2): 134—140。

Wilson, L. T. & A.P. Gutierrez 1980 Fruit predatioon submodel: *Heliothis* larvae feeding upon cotton fruiting structures. *Hilgardia* 48(2):24—36.

Wilson, L.T. & G.K. Waite 1982 Feeding patterns of Australian *Heliothis* on cotton. *Environ. Ento-Mol.*, 11:297—300.

STUDIES ON THE FORAGING BEHAVIOR OF *HELIOTHIS ARMIGERA* (HÜBNER) AND DAMAGED FRUITING STRUCTURES IN COTTON FIELDS OF NORTH CHINA

ZHAI LIAN-RONG DING YAN-QIN LI DIAN-MO

(*Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing* 100080)

Based on the data of extensive observation and experiments in cotton fields of North China, the foraging behavior of cotton bollworm (*Heliothis armigera* (Hübner)), and quantitative and developmental aspects of the cotton fruiting structures damaged by the bollworms in different instars are described and analysed. It is revealed that larvae in different instars and of different generations (2nd, 3rd, and 4th) cause damages in the fruiting structures and effect distributions on fruit-bearing branches in a different but predictable pattern. The foraging behavior changes in accordance with the developmental stages of the cotton plant in different seasons. At length a foraging structure model of cotton bollworm, which can be used in the pest management system in cotton field, has been established.

Key words *Heliothis armigera* (Hübner)——foraging behavior——fruiting structure——foraging model